

УДК 576.895.121 : 599.363

**ОСОБЕННОСТИ БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЦЕСТОД  
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L.)  
ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ**

© В. С. Аниканова, Е. П. Иешко, С. В. Бугмырин, К. А. Бородина

Проведен анализ биотопических особенностей формирования видового состава цестод обыкновенной бурозубки. По степени доминирования выделены 4 категории паразитов (доминанты: *Neoskrjabinolepis singularis*, *Molluscotaenia crassiscolex*, субдоминант: *Ditestolepis diaphana*, адоминанты А: *Staphylocystis furcata*, *Vigisolepis spinulosa*, адоминанты Б: *Hymenolepis scutigera*, *Dilepis undula*, *D. secunda*, *Taenia mustelae*). Выявлено значительное сходство видового разнообразия и показателей доминирования цестод. Установлено, что распределение массовых видов паразитов в популяции хозяев моделируется Гамма-законом. Высказывается предположение о пространственной структуре и размерах территории, занимаемой устойчивой паразитарной системой (природного очага паразитарного заболевания).

Обыкновенная бурозубка — самый распространенный и многочисленный представитель мелких млекопитающих Карелии. За период наших исследований ее доля в сборах составила 46.6 % от всех выловленных мелких млекопитающих и 95.4 % от всех Soricidae (Аниканова и др., 2001). *Sorex araneus* L. 1758 относится к европейскому фаунистическому комплексу и является важным компонентом лесных биоценозов. При общей эвритопности данный вид демонстрирует определенную избирательность к местообитанию, которая особенно ярко проявляется в приуроченности к наиболее кормным, богатым убежищами местам, в частности к лесам разнообразного состава, более разреженным и захламленным, а также к побережью водоемов и окраинам болот (Ивантер, 1975).

Исследования, проведенные нами на территории Южной Карелии, показали, что цестоды составляют почти половину (47 %) всей гельминтофауны обыкновенной бурозубки. Для них характерно постоянство встречаемости в различные годы и в разных районах Карелии (Аниканова, 1996; Аниканова, Иешко, 2001).

Нами был проведен анализ биотопических особенностей формирования состава цестод, паразитирующих на бурозубках, их доминирования и численности. Исследованы закономерности распределения численности массовых видов паразитов в популяции хозяев. На основе полученных результатов сделаны попытки охарактеризовать пространственную структуру популяции цестод и определить границы природного паразитарного очага при использовании в качестве модели полученные данные по цестодам.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материал собран в Южной Карелии (Кондопожский р-н) в июле—октябре 1997—2000 гг. в наиболее типичных для данной местности биотопах вторичных лесных сообществ среднетаежной подзоны тайги: 1 — смешанном елово-сосновом разнотравном черничном, 2 — смешанном сосново-березовом разнотравном, 3 — на опушке березово-соснового разнотравного леса и сеяного разнотравно-злакового луга (экотонная зона). Все выбранные биотопы были расположены на расстоянии 1 км друг от друга. Для лова зверьков использовали давилки Геро, которые ставили в одну линию по 50 шт. через 5 метров с экспозицией 3 суток. Ловушки осматривали ежедневно. Всего поймано 105 экз. обыкновенных бурозубок. Количество зверьков, выловленных в каждом биотопе, составило соответственно 30, 39 и 36.

Классификацию лесных биотопов проводили по Яковлеву и Вороновой (1959). Вид бурозубок определяли по Ивантер (1976) и Сиивонену (1979). Сбор цестод осуществляли методом гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971). Всего собрано 3165 экз. цестод. Материал обрабатывали по общепринятой методике. Цестод определяли по Т. Генову (1984). Вычисляли экстенсивность инвазии хозяина ( $P$ , %) и среднее число каждого вида цестод на хозяина (ИО, экз.).

Доминирование отдельных видов цестод в исследуемых биотопах определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (Баканов, 1987):

$$D = P \frac{n_i}{\sum n_i},$$

где  $n_i$  — число экземпляров  $i$ -го вида в данном биотопе,  $n_i / \sum n_i$  — доля  $i$ -го вида в данном биотопе,  $P$  — экстенсивность инвазии (%).

Категорию доминирования цестод устанавливали по значениям: 100—10 — доминанты, 10—1 — субдоминанты, 1—0.1 — адоминанты А, 0.1—0.01 — адоминанты В.

Разнообразие ( $H$ ) сообщества цестод рассчитывали с помощью индекса Шеннона (Мэгарран, 1992) по формуле:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i,$$

где  $p_i$  — доля определенного вида паразита в данной выборке.

Для оценки достоверности различий между показателями разнообразия применяли критерий Стьюдента (Hutcheson, 1970):

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{VH'_1 + VH'_2}},$$

где  $VH'_1$  и  $VH'_2$  — дисперсии разнообразия.

Дисперсию разнообразия биотопов высчитывали по формуле:

$$VH' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} - \frac{S-1}{2N^2}.$$

Степень сходства видового состава цестод исследованных биотопов оценивали с помощью индекса Жаккара ( $C_j$ ) (Мэгарран, 1992):

$$C_j = \frac{j}{a + b - j},$$

где  $a$  и  $b$  — число видов сравниваемых выборок,  $j$  — число видов, общих для сравниваемых выборок.

В основу построения дендрограммы было положено значение коэффициента Жаккара. Использовали пакет BIODIV 4.1.

При анализе характера частотного распределения численности цестод обыкновенной бурозубки эмпирические данные проверяли на соответствие теоретическим частотам гамма распределения, негативного биномиального и Пуассона (Бреев, 1972; Иешко, 1988).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цестоды, обнаруженные нами у обыкновенной бурозубки, представлены 9 видами, относящимися к 3 семействам: Hymenolepididae — 6, Dilepididae — 2, Taeniidae — 1 вид. Общая зараженность *S. araneus* цестодами составила 89.5 % от общего числа пойманных животных.

Наибольшее распространение получили цестоды сем. Hymenolepididae, представленные 5 родами (*Hymenolepis* — 1, *Ditestolepis* — 2, *Neoskrabinolepis* — 1, *Staphylocystis* — 1, *Vigisolepis* — 1 вид). К сем. Dilepididae относятся представители 2 родов: *Dilepis* — 1 и *Molluscotaenia* — 1 вид, а сем. Taeniidae представлено одним видом, относящимся к роду *Taenia*.

7 видов цестод (78 %) из числа обнаруженных, специфичных для насекомоядных Палеарктики, заканчивают свое развитие в *S. araneus*. 2 вида цестод встречаются у исследованных хозяев на личиночной стадии и заканчивают свое развитие в организме хищных птиц (*D. undula*) или хищных млекопитающих, представителей куньих (*Taenia mustelae*).

Установлено, что среди обнаруженных цестод, по значениям индекса доминирования Ковнацкого, доминантными являются 2 вида: *N. singularis* и *M. crassiscolex*, субдоминантом — *D. diaphana*. В категорию адоминантов А входят *S. furcata* и *V. spinulosa*. Остальные 4 вида — *H. scutigera*, *D. undula* (larvae), *D. secunda* и *T. mustelae* (larvae) — относятся к адоминантам категории В (табл. 1).

Наибольшее видовое разнообразие паразитов выявлено в биотопе 1—9 видов, которые относятся к 3 категориям согласно индексу доминирования. Доминантами здесь являются все 3 массовых вида цестод: *N. singularis*, *M. cras-*

Таблица 1

Фауна цестод и категория их доминирования у обыкновенной бурозубки Южной Карелии

Table 1. Cestode fauna and dominance category of parasites in the common shrew from southern Karelia

Вид паразита	Число хозяев, экз.	$n_i$ , экз.	P, %	D	Категория паразита
<i>Neoskrabinolepis singularis</i>	53	1581	50.5	25.23	Доминанты
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	62	687	59	12.81	»
<i>Ditestolepis diaphana</i>	39	703	37.1	8.24	Субдоминант
<i>Staphylocystis furcata</i>	28	90	26.7	0.76	Адоминанты А
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	20	33	19	0.2	То же
<i>Hymenolepis scutigera</i>	10	27	9.5	0.08	Адоминанты В
<i>Dilepis undula</i> , larvae	9	21	8.6	0.06	То же
<i>Ditestolepis secunda</i>	4	21	3.8	0.03	» »
<i>Taenia mustelae</i> , larvae	1	2	1	0.0006	» »

Таблица 2

Фауна цестод и категория их доминирования у обыкновенной бурозубки биотопа 1  
(лес елово-сосновый разнотравный черничный)

Table 2. Cestode fauna and dominance category of parasites in the common shrew from the biotope 1  
(Herbaceous bilberry spruce-pine forest)

Вид паразита	Число хозяев, экз.	n <sub>i</sub> , экз.	P, %	D	Категория паразита
<i>Neoskrjabinolepis singularis</i>	12	734	40	22.16	Доминанты
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	23	198	76.7	11.46	»
<i>Ditestolepis diaphana</i>	13	303	43.3	10.78	»
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	11	19	36.7	0.53	Адоминанты А
<i>Staphylocystis furcata</i>	10	18	33.3	0.45	То же
<i>Ditestolepis secunda</i>	3	19	10	0.14	» »
<i>Hymenolepis scutigera</i>	3	4	10	0.03	Адоминанты В
<i>Taenia mustelae</i> , larvae	1	2	3.3	0.01	То же
<i>Dilepis undula</i> , larvae	1	1	3.3	0.002	» »

*siscolex* и *D. diaphana*. Категория субдоминант отсутствует. К адоминантам категории А относятся виды *V. spinulosa*, *S. furcata* и *D. secunda*. Цестоды *H. scutigera*, *T. mustelae* (larvae) и *D. undula* (larvae) составляют категорию адоминантов В (табл. 2).

В биотопе 2 обнаружено 8 видов цестод, представленных 4 категориями. Доминируют цестоды *N. singularis* и *D. diaphana*, субдоминантом является *M. crassiscolex*. К адоминантам категории А относятся два вида цестод: *S. furcata* и *D. undula*. Остальные виды (*V. spinulosa*, *H. scutigera*, *D. secunda*) входят в категорию адоминант В (табл. 3).

В экотонной зоне (биотоп 3) зарегистрировано 7 видов цестод, относящихся к 3 категориям: доминанты — *N. singularis* и *M. crassiscolex*, субдоминант — *D. diaphana* и адоминанты категории А — *S. furcata*, *H. scutigera*, *V. spinulosa* и *D. undula* (табл. 4).

Сравнительный анализ изученных сообществ цестод продемонстрировал довольно высокое видовое сходство паразитов обыкновенной бурозубки из 3 биотопов по значениям коэффициента Жаккара (рис. 1). Проведенный анализ позволил выделить основную группировку видов, которая может быть

Таблица 3

Фауна цестод и категория их доминирования у обыкновенной бурозубки биотопа 2  
(лес сосново-березовый разнотравный)

Table 3. Cestode fauna and dominance category of parasites in the common shrew from the biotope 2  
(Herbaceous pine-birch forest)

Вид паразита	Число хозяев, экз.	n <sub>i</sub> , экз.	P, %	D	Категория паразита
<i>Neoskrjabinolepis singularis</i>	21	284	53.8	22.14	Доминанты
<i>Ditestolepis diaphana</i>	13	221	33.3	10.67	»
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	18	140	46.2	9.37	Субдоминант
<i>Staphylocystis furcata</i>	9	29	23.1	0.97	Адоминанты А
<i>Dilepis undula</i> , larvae	4	7	10.3	0.1	То же
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	3	4	7.7	0.05	Адоминанты В
<i>Hymenolepis scutigera</i>	1	3	2.6	0.01	То же
<i>Ditestolepis secunda</i>	1	2	2.6	0.01	» »

Таблица 4

Фауна цестод и категория их доминирования у обыкновенной бурозубки биотопа 3  
(«экотонная зона»)

Table 4. Cestode fauna and dominance category of parasites in the common shrew from the biotope 3 (Ecotone)

Вид паразита	Число хозяев, экз.	n, экз.	P, %	D	Категория паразита
<i>Neoskrjabinolepis singularis</i>	20	563	55.6	27.2	Доминанты
<i>Molluscotaenia crassiscolex</i>	21	349	58.3	17.69	»
<i>Ditestolepis diaphana</i>	13	152	36.1	4.77	Субдоминант
<i>Staphylocystis furcata</i>	9	43	25	0.93	Адоминанты А
<i>Hymenolepis scutigera</i>	6	20	16.7	0.29	То же
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	6	10	16.7	0.15	» »
<i>Dilepis undula</i> , larvae	4	13	11.1	0.13	» »

определена как ядро видового состава цестод бурозубок на исследованной территории. Эта группировка включает 7 видов (80 %), найденных во всех исследованных биотопах (рис. 2). Биотопические различия во встречаемости цестод выражены слабо (рис. 3). Виды, характеризующие специфику отдельных биотопов, либо отсутствуют, либо представлены небольшим числом редко встречающихся паразитов.

Максимальное сходство демонстрируют цестоды, обнаруженные на бурозубках в первом и втором биотопах ( $C_j = 0.889$ ). Относительно меньшее сходство видовых составов обитающих у зверьков цестод регистрируется между первым и третьим биотопами ( $C_j = 0.778$ ). Здесь в отличие от других биотопов найдены *D. secunda* и *T. mustelae*. Последний вид паразитирует у бурозубок на личиночной стадии и относится к редко встречающимся и малочисленным формам. Его наличие в данном биотопе обусловлено совместным обитанием бурозубок и представителей рода *Mustela* — окончательных хозяев цестоды. Кроме того, в биотопе 3 («экотонная зона») также отсутствует цестода *D. secunda*. По литературным данным, этот вид приурочен к влажным местообитаниям (Юшков, 1995), что в нашем случае характерно для биотопа 1 (лес елово-сосновый разнотравный, черничный) (табл. 2).

Сравнение общности видового разнообразия и численности цестод бурозубок в 3 исследованных нами биотопах показало, что, согласно индексу разнообразия Шеннона, не все биотопы существенно различаются между собой (табл. 5). Наибольшие по сравнению с другими биотопами видовое богатство и обилие цестод представлено в елово-сосновом разнотравном черничном лесу. Разнообразие сообщества цестод данного биотопа значительно отличается

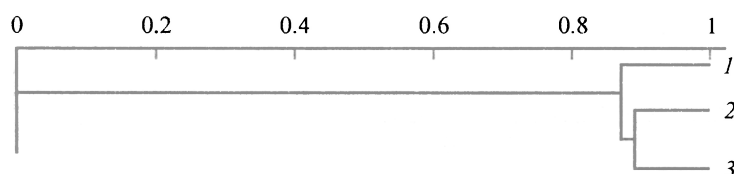


Рис. 1. Дендрограмма сходства фауны цестод обыкновенной бурозубки из разных биотопов.  
1 — экотонная зона, 2 — лес сосново-березовый разнотравный, 3 — лес елово-сосновый разнотравный черничный.

Fig. 1. Dendrogram of similarity between cestode faunas in shrews from different biotopes.

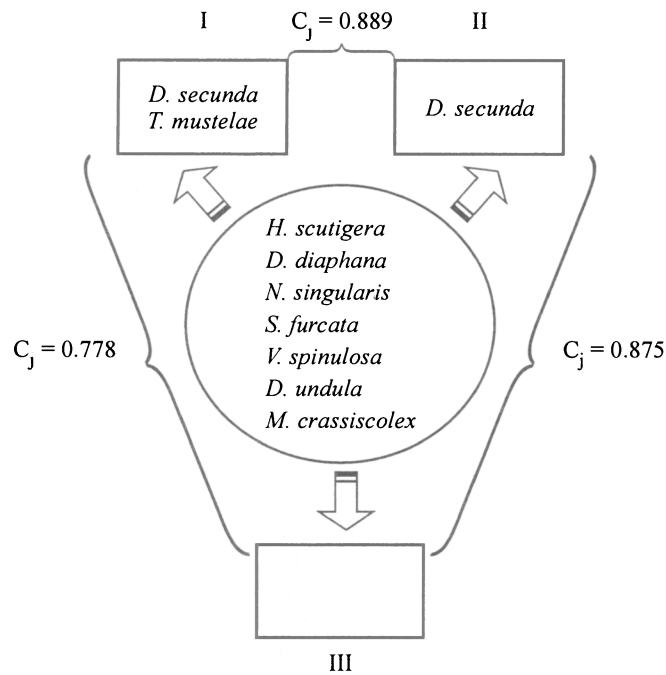


Рис. 2. Структура фауны цестод обыкновенной бурозубки исследованных биотопов Южной Карелии.

Fig. 2. Structure of the cestode fauna in the common shrew from the surveyed biotopes of southern Karelia.

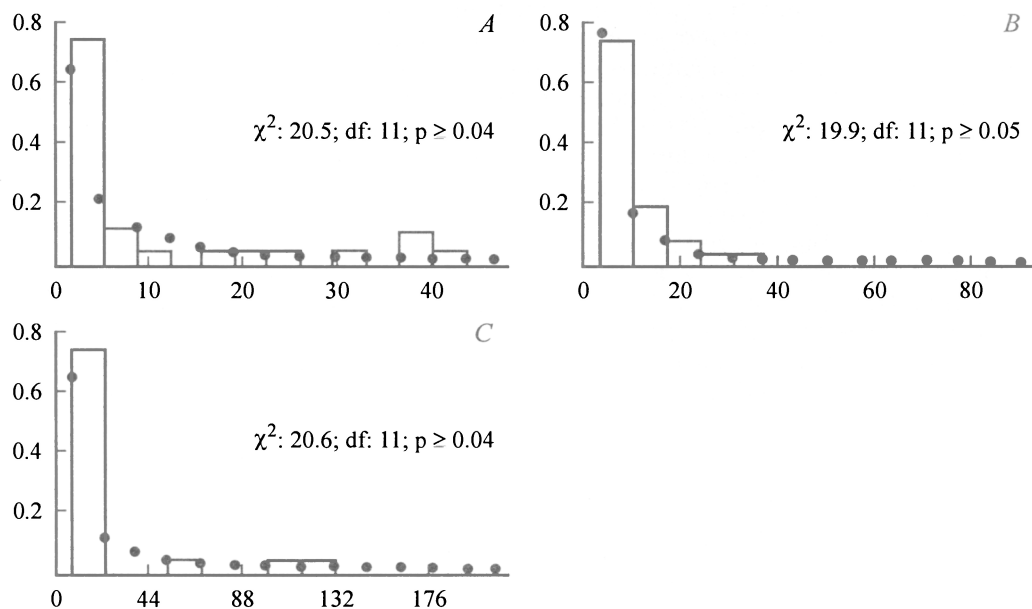


Рис. 3. Согласование эмпирических частот распределения численности *D. diaphana* (A), *M. crassiscolex* (B), *N. singularis* (C) с Гамма-законом.

По оси абсцисс — интенсивность инвазии, экз., по оси ординат — частоты распределения численности паразитов.

Fig. 3. Agreement between empirical distribution frequencies for the abundance of *D. diaphana* (A), *M. crassiscolex* (B), *N. singularis* (C) and the gamma distribution.

от такового сообщества цестод биотопа «экотонная зона» ( $P = 0.02$ ). Достоверные различия ( $P = 0.001$ ) отмечены между видовым разнообразием сообществ цестод биотопов 2 и 3.

Наиболее близки по видовому разнообразию и обилию цестод ( $P = 0.05$ ) лес сосново-березовый разнотравный (биотоп 2) и «экотонная зона» (биотоп 3), что, вероятно, обусловлено сходством условий, необходимых для циркуляции паразитов в фитоценозах.

Выполненные нами исследования по изучению биотопических особенностей встречаемости цестод бурозубок позволили выявить высокое сходство их фауны в анализируемых местах обитания хозяина. Территория, наблюдаемая нами, немногим превышала площадь в 1 км<sup>2</sup>. Полученные данные о высоком сходстве видового разнообразия и встречаемости цестод указывают, что в исследованных биотопах представлена единая пространственная структура популяции бурозубок и обитающих у них цестод, жизненные циклы которых реализуются в тех же местах обитания.

Как было показано ранее (Crofton, 1971; Бреев, 1972; Anderson e. a., 1978), один из аспектов взаимодействия популяций паразита и хозяина, а именно процесс заражения и формирования значений численности прижившихся в организме хозяина червей, носит индивидуальный характер и обычно моделируется негативно-биномиальным распределением значений численности паразитов. Анализ совпадения эмпирических и теоретических частот распределения численности массовых видов цестод по отдельным биотопам и в разные годы не позволил нам выявить ни в одном из исследованных случаев достоверного совпадения ни с одним из известных нам типов распределения. Этот факт, как нам кажется, является также убедительным свидетельством, что исследованные нами биотопы являются субъективными единицами единой паразитарной системы.

Для проверки выдвинутой гипотезы был выполнен анализ распределения численности массовых видов цестод (*D. diaphana*, *N. singularis*, *M. crassicolex*) по данным, объединенным в единую выборку. Анализ соответствия эмпирических частот распределению Пуассона, негативно-биномиальному и Гамма-распределению показал, что для всех видов цестод и за весь период наблюдений достоверное совпадение отмечается только для Гамма-распределения.

Заражение паразитом хозяина включает в себя ряд этапов, которые определяются особенностями индивидуального взаимодействия паразита или паразитов с зараженным хозяином. Успех их выживания обеспечивается, главным образом, активностью защитных реакций хозяина, благодаря чему в естественных условиях складывается агрегированный тип распределения численности паразитов, при котором преобладающую роль в популяции играют слабо зараженные зверьки, а сильно зараженные особи встречаются единично. В тех случаях, когда анализируемая выборка исследуемых хозяев репрезентативно отражает ее популяционные характеристики, распределение паразитов носит закономерный характер. Предложенная нами модель распределения численности паразитов (Иешко, 1988) была построена на допущении, что начальный этап заражения проходит при отсутствии выраженной смертности паразитов либо когда процесс заражения (поступления личинок) превалирует над элиминацией. В этих случаях распределение паразитов чаще всего моделируется Гамма-законом. Выполненный нами анализ распределения численности массовых видов цестод указал на наличие статистически достоверного согласования с Гамма-распределением (рис. 3). Полученные результаты объясняются исключительно высокой пищевой активностью бурозубок, вследствие чего происходит постоянное заражение зверьков личинками цестод,

и в структуре популяции паразита доминируют молодые и незрелые особи цестоды.

Таким образом, выполненные исследования позволяют нам предположить, что рассматриваемая паразитарная система включает 3 модельных биотопа и определяет территориальные границы и пространственную структуру популяции цестод обыкновенной бурозубки. Полученные данные позволили нам сформулировать еще одно предположение. Исследованная территория (1 км<sup>2</sup>) может считаться достаточной для устойчивого сохранения природного очага заражения бурозубок паразитами.

#### Список литературы

- Аниканова В. С. Гельминты бурозубок (Insectivora: Soricidae) Южной Карелии // Всерос. науч. конфер. Систематика, таксономия и фауна паразитов. М., 1996. С. 7—8.
- Аниканова В. С., Иешко Е. П. Особенности формирования гельминтофауны бурозубок *Sorex araneus* L. и *S. minutus* L. Южной Карелии // Эколого-паразитологические исследования животных и растений европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 86—90.
- Аниканова В. С., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Паразиты обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии // Эколого-паразитологические исследования животных и растений европейского Севера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 78—85.
- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок: ВИНТИ, 1987. 64 с.
- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов // Методы паразитологических исследований. Л., 1972. 70 с.
- Генов Т. Хелминти на насекомоядните бозайници и гризачите в България. София, 1984. 348 с.
- Ивантер Т. В. Краниометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. С. 50—59.
- Ивантер Т. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. С. 44—57.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы (перевод с 4-го финск. изд.). Под ред. Данилова. М.: Лесная промышленность, 1979. 232 с.
- Юшков В. Ф. Фауна Европейского Северо-Востока России // Гельминты млекопитающих. СПб.: Наука, 1995. Т. 3. 202 с.
- Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 192 с.
- Anderson R. M., Whitfield P. J., Dobson A. B. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by the cercariae of *Transversotrema patialensa* // Parasitology. 1978. Vol. 77. P. 189—200.
- Crofton H. D. A model of host-parasite relationships // Parasitology. 1971. Vol. 63. P. 343—364.
- Hutcheson K. A test for comparing based on the Shannon formula // Journ. Theor. Biol. 1970. Vol. 29. P. 151—154.

Институт биологии Карельского НЦ РАН,  
Петрозаводск,  
e-mail: anikanova@krc.karelia.ru.

Поступила 10 III 2003

#### PECULIARITIES OF BIOTOPIC DISTRIBUTION OF CESTODES FROM THE COMMON SHREW *SOREX ARANEUS* IN SOUTHERN KARELIA

V. S. Anikanova, E. P. Ieshko, S. V. Bugmyrin, K. A. Borodina

*Key words:* common shrew, cestodes, biotopic distribution, population, dynamics of abundance, southern Karelia.



## SUMMARY

Specific features in the formation of cestode species composition in the common shrew in different biotopes have been analyzed. Four categories of parasites have been recognized depending on a degree of dominance: dominants (*Neoskrjabinolepis singularis*, *Molluscotaenia crassiscolex*), subdominants (*Ditestolepis diaphana*), adominants A (*Staphylocystis furcata*, *Vigisolepis spinulosa*, adominants B (*Hymenolepis scutigera*, *Dilepis undula*, *D. secunda*, *Taenia mustelae*). A significant similarity was discovered between the species diversity and the dominance characteristics of cestodes. It was found that the distribution of mass species of parasites in the host population corresponds to the gamma distribution model. In regard to cestodes examined, a hypothesis considering the spatial structure and size of territory occupied by stable parasitic system is put forward.

---